

УДК 576.8.192.1

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ УСЛОЖНЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ КОКЦИДИЙ (SPOROZOA: COCCIDEA)

© М. В. Крылов, Л. М. Белова

Сходные стратегии сохранения вида сформировались независимо и в разное время у различных групп кокцидий. Полиэнергидные ооцисты и тканевые цисты обнаружены у представителей отрядов *Protococcidiida* и *Eimeriida*. Гипнозоиты найдены у *Karyolysus lacerate* и *Plasmodium vivax*, трансовариальная передача паразитов осуществляется в жизненных циклах кокцидий родов *Karyolysus* и *Babesia*. Становление гетероксенности у разных групп кокцидий проходило по-разному и в разное время. В одних группах — *Cystoisospora*, *Toxoplasma*, *Aggregata*, *Atoxoplasma*, *Schelackia*, *Lankesterella*, *Calyptospora* первичными были окончательные хозяева в других же — *Sarcocystis*, *Karyolysus*, *Haemogregarina*, *Hepatozoon*, *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Babesiosoma*, *Theileria*, *Babesia* ими были промежуточные хозяева.

Тип *Sporozoa* включает в себя класс *Coccidea*, всех представителей этого класса мы называем кокцидиями. Систематика кокцидий построена на особенностях их морфологии и жизненных циклов.

При анализе эволюционных изменений жизненных циклов кокцидий мы пользовались следующей системой.

Тип *Sporozoa* Leuckart, 1879.

Класс *Coccidea* Leuckart, 1879.

Диагноз. Паразиты беспозвоночных и позвоночных; гаметогенез обычно протекает в разных клетках и по-разному у мужских и женских гамонтов; один макрогамонт формирует одну макрогамету; один микрогамонт образует несколько (много) микрогамет; характерна оогамия; сизигий обычно отсутствует.

Подкласс 1. *Coccidia* Leuckart, 1879

Диагноз. Коноид имеется.

Отряд 1. *Agamococcidiida* Levine, 1979

Диагноз. Мерогония и гаметогония отсутствуют.

Отряд 2. *Ixorheorida* Levine, 1984

Диагноз. Гаметогония отсутствует; мерогония (?) и спорогония имеются.

Отряд 3. *Protococcidiida* Kheisin, 1956

Диагноз. Мерогония отсутствует; гамонты развиваются внеклеточно.

#### Отряд 4. Adeleida Leger, 1911

Диагноз. Гаметогенез мужских и женских особей и сингамония протекают в одной клетке хозяина, микрогамонт продуцирует несколько микрогамет; оокинета у части подвижна; ооцисты у части с возрастом изменяются в размерах.

#### Отряд 5. Eimeriida Leger, 1911

Диагноз. Гаметогенез мужских и женских гамонтов протекает обычно в разных клетках; микрогамонт продуцирует много микрогамет; оокинета неподвижна; ооцисты не изменяются в размерах.

#### Отряд 6. Naemosporida Danilewsky, 1885

Диагноз. Гаметогенез протекает внеклеточно; микрогамонт продуцирует небольшое число микрогамет; оокинета подвижна; ооцисты изменяются в размерах; коноид сохраняется только у оокинет.

#### Подкласс 2. Piroplasmia Levine, 1961

Диагноз. Гаметогенез протекает внеклеточно; микрогамонт продуцирует небольшое число микрогамет; оокинета подвижна; коноид, ооцисты, спороцисты и жгутики отсутствуют.

#### Отряд 1. Piroplasmida Wenyon, 1926

Диагноз. Характеристика подкласса.

В настоящее время в классе Coccidea насчитывается около 3660 видов, относящихся к 29 семействам. Кокцидии паразитируют у представителей многих групп беспозвоночных и хордовых, включая человека (Хейсин, 1967; Levine, Ivens, 1970, 1981, 1986; Pellerdy, 1974; Крылов, 1994, 1996; Perkins et al., 2000). Этим определяется их большое практическое значение. Для большинства кокцидий характерно чередование поколений. Различные формы агамного размножения, способствующие увеличению плодовитости, сменяются половым процессом. У части кокцидий наряду с агамным размножением, увеличивающим продуктивность, в жизненный цикл включается смена хозяев. У всех гомоксенных и части гетероксенных кокцидий в жизненном цикле присутствуют стадии, развивающиеся в теле хозяина (эндогенные) и стадии расселения — ооцисты, спороцисты, спорозоиты, находящиеся вне организма хозяина (экзогенные). Стадия, заражающая хозяина, — спорозоит. Спорозоит, проникнув в клетку или ткань хозяина, превращается в трофозоит, который по мере роста и деления ядра трансформируется в многоядерную особь — меронт. Меронт делится на мерозоиты, число которых обычно равно числу ядер в меронте. Число мерозоитов, продуцируемых одним меронтом, широко варьирует от единиц до десятков тысяч. Мерозоиты могут вновь проникать в клетки хозяина и снова превращаться в многоядерные стадии — меронты с последующим образованием мерозоитов. Такой способ размножения может повторяться несколько раз, способствуя накоплению паразитов в организме хозяина. Агамное размножение сменяется половым процессом. Мерозоиты превращаются в макро- и микрогамонты. Микрогамонты продуцируют обычно много микрогамет, макрогамонт — одну макрогамету. Для кокцидий характерна анизогамная копуляция. Половой процесс завершается образованием инцистированной зиготы, которая называется ооцистой. У всех споровиков зигота претерпевает метагамное развитие или спорогонию, заканчивающуюся формированием спорозоитов. Число спорозоитов в одной ооцисте в зависимости от

вида кокцидий варьирует и может достигать 3 тыс. и более. При первом метагамном делении ядра зиготы происходит редукция хромосом. Таким образом, все стадии развития кокцидий, кроме зиготы, гаплоидны. Формированием ооцист завершается эндогенное развитие кокцидий. Полный цикл развития типичен для большинства Coccidea, но у представителей некоторых отрядов жизненный цикл может протекать по сокращенному типу. Так, например, у Protococcidiida из жизненного цикла выпадает мерогония. Различия в числе генераций меронтов и продуцируемых ими мерозоитов (эндогенная продуктивность) и число формирующихся в ооцистах спорозоитов (экзогенная продуктивность) у различных таксономических групп кокцидий могут служить материалом для анализа эволюционных процессов, а также построения филемы и системы кокцидий.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Недостаточность сведений о жизненных циклах некоторых групп кокцидий и прежде всего об эндогенной части развития накладывают ограничения на подбор материала. Эти обстоятельства заставляют начать анализ эволюционных закономерностей формирования экзогенных и эндогенных стадий развития в жизненных циклах кокцидий с представителей отряда Protococcidiida. У протококцидий, как уже упоминалось, в жизненном цикле отсутствует мерогония. Спорозоиты прямо превращаются в гамонты, которые развиваются в полости тела или кишечнике у Annelida. Увеличение числа особей у представителей протококцидий происходит за счет высокой продуктивности метагамного периода. В ооцистах этой группы кокцидий, как правило, формируется большое число спорозоитов, иногда достигающее несколько тысяч. Так, например, у *Coelotropha durchoni*, паразитирующей в морской полихете *Nereis diversicolor*, число спороцист в ооцисте может достигать 60, а число спорозоитов в каждой спороцисте — 50. У *Myriospira petaloprocti*, паразитирующей в морских полихетах рода *Petaloproctus*, в ооцистах формируется несколько сот спороцист в каждой, из которой созревает 24—32 спорозоида. Отсутствие в жизненном цикле протококцидий мерогонии позволяет предположить, что число ооцист, формирующихся у представителей этой группы кокцидий, относительно невелико. Попадание в организм специфического хозяина даже одной ооцисты обеспечивает повторность цикла развития и тем самым существование вида. Насколько результативна такая стратегия расселения, что способствует эффективному расширению ареала вида: производство большого числа ооцист с небольшим числом спорозоитов или образование меньшего числа ооцист, содержащих большое число спорозоитов? Какой принцип более выгоден с энергетической точки зрения? Этот вопрос мы обсудим после рассмотрения эволюционных преобразований в жизненных циклах основных групп кокцидий (см. таблицу).

У представителей отрядов Adeleida и Eimeriida в жизненных циклах присутствует мерогония. Спорозоиты превращаются в меронты, развитие которых, как правило, происходит внутриклеточно. Жизненные циклы кокцидий из отрядов Adeleida и Eimeriida наряду со сходством имеют существенные различия и поэтому будут рассмотрены отдельно. Для Adeleida характерно развитие макро- и микрогамонтов в одной клетке хозяина в тесном контакте друг с другом. Несмотря на то что микрогамонты продуцируют небольшое число (2—4) микрогамет, вероятность оплодотворения или

Жизненные циклы Coccidea

Life cycles of Coccidea

Coccidea	Гом	Гет	Тр	BC	МПХ	МОХ	ТЦ	Г	То	ПХ	О	С
Protococcidiida												
<i>Ceolotropha durchoni</i>	+			+							+	+
Adeleida												
<i>Klossiella mabolensis</i>	+		+	+		+	+			+	+	+
<i>Hepatozoon sipedon</i>		+			+		+			+	+	+
<i>Karyolysus lacertae</i>		+			+			+	+	+	+	+
<i>Babesiosoma stableri</i>		+			+	+					+	
Eimeriida												
<i>Aggregata eberti</i>		+		+	+					+	+	+
<i>Schellackia bolivari</i>		+			+					+	+	
<i>Eimeria</i>	+			+		+					+	+
<i>Isospora</i>	+			+		+					+	+
<i>Calypsozpora funduli</i>		+		+		+				+	+	+
<i>Sarcocystis tenella</i>		+		+	+		+			+	+	+
<i>Toxoplasma gondii</i>	+	+		+	+	+	+			+	+	+
Haemosporida												
<i>Plasmodium vivax</i>		+			+			+			+	
Piroplasmida												
<i>Babesia bigemina</i>		+			+	+			+			

Примечание. BC — внешняя среда, Г — гипнозоиты, Гет — гетероксенный цикл, Гом — гомотоксенный цикл, МОХ — мерогония в окончательном хозяине, МПХ — мерогония в промежуточном хозяине, О — ооцисты, ПХ — поедание хозяина, С — спорозоиты, То — трансвариальная передача, Тр — транспортный хозяин, ТЦ — тканевые цисты.

макрогамет очень высока, поскольку микро- и макрогаметы находятся рядом друг с другом. Увеличение репродуктивности у Adeleida происходит главным образом за счет включения в жизненный цикл мерогонии и промежуточных хозяев. Так, например, у гомотоксенного вида *Adelina cryptocerci* из жука *Cryptocercus punctulatus* в меронтах 1-й генерации формируются от 8 до 40 мерозоитов, в меронтах последующих генераций — от 16 до 39 мерозоитов, это способствует увеличению производства ооцист. У *Klossiella mabolensis* из крыс *Praomys jacksoni* в жизненном цикле имеется 3 генерации меронтов. В меронтах 1-й генерации формируется 30–100 мерозоитов, в меронтах 2-й генерации — 70 и в меронтах 3-й генерации — около 200. Интенсивная мерогония способствует образованию большого числа ооцист, в которых содержатся десятки спорозоитов с многочисленными спорозоитами. Оболочка ооцист легко разрушается, и во внешнюю среду выходят многочисленные устойчивые спорозоиты, увеличивая тем самым дисперсию паразита. Кроме того, что особенно важно для понимания происхождения гетероксенности у кокцидий, часть спорозоитов у *K. mabolensis* мигрирует в различные органы, где они формируют цисты с большим числом зоитов. Оболочки цист и спорозоитов устойчивы, поэтому они проходят без изменений транзитом через кишечник хищных птиц и змей, питающихся крысами. Формирование тканевых цист и включение в жизненный цикл тран-

зитных хозяев предоставляет паразиту максимальную возможность для расселения. Жизненный цикл *K. mabolensis* может служить хорошим примером «начального» формирования гетероксенности. Дальнейшее усложнение жизненного цикла путем введения в него второго хозяина можно проследить на примере *Hepatozoon canis*.

У гетероксенного вида *H. canis* промежуточный хозяин собака (*Canis familiaris*), окончательный — иксодовый клещ (*Rhipicephalus sanguineus*). 3 генерации меронтов развиваются в селезенке, печени и костном мозге собак. В меронтах первой генерации формируется небольшое число мерозоитов, обычно 3, в меронтах второй генерации продуцирует число мелких мерозоитов, и третий тип меронтов формирует средние по числу и размерам мерозоиты. Мелкие мерозоиты проникают в лейкоциты и трансформируются в гамонты. Гамонты попадают в кишечник клеща вместе с кровью. В переносчике формируются зигота и ооциста. Ооциста подвижна, проходит через стенку кишечника и выходит в полость тела или гемоцель. В ооците формируется 30—50 спороцист, содержащих по 12—14 спорозоитов. Собаки заражаются *H. canis* при поедании инвазированных клещей. Такой способ передачи инвазии менее эффективен по сравнению с активной инокуляцией возбудителя промежуточному хозяину при питании на нем клеща-переносчика. Дальнейшее усложнение жизненного цикла у Adeleida, связанное с подключением второго промежуточного хозяина, можно проследить на примере *H. sipedon*. Промежуточные хозяева — змея *Nerodia sipedon* и леопардовая лягушка *Rana pipiens*, окончательный хозяин — комары *Culex pipiens* и *C. territans*. Гаметогенез и спорогония протекают в теле комаров. Первый промежуточный хозяин (лягушка) заражается *H. sipedon* при поедании инвазированных комаров. В организме лягушек спорозоиты *H. sipedon* трансформируются в цисты. В организм второго промежуточного хозяина (змеи) цисты попадают при поедании ими инвазированных лягушек. В теле змеи цисты *H. sipedon* дают начало мерогонии, завершающейся формированием гамонтов. Гамонты при питании на змеях комаров вместе с кровью попадают в их кишечник. Гамогония и спорогония протекают в комарах. Цистные стадии *H. sipedon* напоминают таковые у представителей сем. Sarcocystidae. Это пример независимого и асинхронного возникновения сходных стадий в жизненных циклах споровиков.

Adeleida дают еще один наглядный пример независимого появления сходных стадий развития у представителей разных таксономических групп споровиков. Так, у представителей рода *Karyolysus* мерогония протекает в организме промежуточного хозяина — ящерицы, гамогония и спорогония — в беспозвоночном хозяине — клеще. Спорокинеты внедряются в яйцевые клетки клеща и инцистируются, таким способом осуществляется трансвариальная передача инвазии. Заражение промежуточных хозяев происходит при поедании ими окончательных хозяев. Трансвариальная передача возбудителя — один из эффективных способов воспроизводства жизненного цикла — получила широкое распространение у эволюционно продвинутых представителей сем. Babesiidae.

Кроме того, мерозоиты *K. lacerate* способны длительное время переживать в организме позвоночных хозяев, находящихся в состоянии зимней спячки. Эти стадии *K. lacerate* напоминают развивающиеся в печени человека гипнозоиты *Plasmodium vivax*. Таким образом, мы видим, как в пределах отряда Adeleida формируются все более и более сложные жизненные циклы: намечается переход от типичного кишечно-эпителиального паразитизма к облигатному кровепаразитизму.

Ярким примером кровепаразитизма у *Adeleida* служат жизненные циклы представителей сем. *Dactylosomatidae*. Эритроцитарная мерогония у этих паразитов, протекающая в организме позвоночных хозяев (рыбы, амфибии, возможно рептилии), завершается формированием гамонтов. Гамонты вместе с кровью попадают в организм переносчиков — пиявок, где претерпевают дальнейшее развитие — гаметогонию, спорогонию и постспорогональную мерогонию. Передача инвазии происходит при питании пиявок на позвоночном хозяине. Постспорогональная мерогония в организме пиявок может продолжаться до 8 мес. По-видимому, именно этим объясняется способность пиявок заражать позвоночных хозяев *Babasiosoma stableri* при повторном питании. Заражение лягушек можно воспроизвести при помощи внутрибрюшинной инъекции крови, полученной от больных животных. Продолжительность инвазии *B. stableri* у леопардовой лягушки превышает год (Schmittner, McGhee, 1961).

Отряд *Eimeriida* количественно и качественно самый большой в классе *Coccidea*. В пределах отряда *Eimeriida* выделяют, в зависимости от взгляда исследователей, от 8 до 13 таксонов ранга семейства. Жизненные циклы кокцидий из отряда *Eimeriida* очень разнообразны; мы подробно остановимся на тех, которые представляют наибольший интерес для понимания особенностей эволюции кокцидий.

Начнем анализ эволюционных преобразований жизненных циклов с относительно хорошо изученного гетероксенного вида *Aggregata eberti* из сем. *Aggregatidae*. Жизненный цикл этого вида кокцидий протекает в двух хозяевах. Гамогония и формирование тонкостенных ооцист, содержащих большое число спороцист с тремя спорозонтами в каждой, протекает в организме головоногих моллюсков *Sepia officinalis*. Ооцисты выделяются из моллюсков во внешнюю среду, где поедаются крабами *Macropipus depurator*. В крабе проходит мерогония, созревшие меронты напоминают цисты. Жизненный цикл *A. eberti* очень похож на таковой эволюционно продвинутых эймериид из сем. *Sarcocystidae*, где для продолжения развития паразита один из хозяев непременно должен быть съеден другим.

Очень интересные для понимания происхождения кровепаразитизма жизненные циклы, обнаруженные у представителей сем. *Lankesterellidae* из родов *Lankesterella* и *Schellackia*. Мерогония, гамогония и спорогония протекают в организме позвоночных хозяев (амфибий, рептилий), спорозонты внедряются в клетки крови и затем при кровососании попадают в беспозвоночных хозяев (клещей, двукрылых и пиявок). Передача инвазии позвоночным хозяевам от беспозвоночных может осуществляться у *Lankesterella* активно — при питании беспозвоночных кровью и пассивно — при поедании беспозвоночного хозяина позвоночным, а у *Schellackia* только пассивно (Lainson et al., 1976; Klein et al., 1988; Dessler, 1993). Переход к кровепаразитизму у этих кокцидий сопровождается утратой спороцист.

Необычный гетероксенный жизненный цикл описан у представителей рода *Caryospora*. Развитие кариоспор может протекать в двух хозяевах, при этом в каждом из хозяев протекают мерогония, гамогония и спорогония. Рассмотрим подробнее это уникальное явление на примере жизненного цикла *Caryospora simplex*.

В первом хозяине — змее — эндогенное развитие происходит в кишечном эпителии. Вначале формируется одна генерация меронтов, затем часть мерозоитов трансформируется в макро- и микрогамонты, а часть служит началом для новых агамных генераций. Ооцисты выделяются во внешнюю среду вместе с faeces, споруляция эндогенная, в одной ооцисте созревает

8 спорозоитов, локализующихся в одной спороцисте. Ооцисты вместе с пищей и водой попадают в кишечник «второго» хозяина — мышей. Спорозоиты выходят из ооцист, инвазируют фибробласты и моноклеарные фагоциты мышей. В организме мышей формируются 2 генерации меронтов, затем образуются макро- и микрогаметы. После слияния гамет образовавшаяся зигота трансформируется в тонкостенную ооцисту. Ооцисты не выделяются во внешнюю среду, споруляция протекает в организме мышей. Созревшие спорозоиты выходят из ооцист и инвазируют новые клетки хозяина. В клетках мышей спорозоиты формируют так называемые кариоцисты, содержащие 1 или 2 спорозоита. Первые хозяева (змеи) заражаются *C. simplex* при поедании вторых хозяев (мышей), в тканях которых имеются кариоцисты. Экспериментально удалось заразить мышей друг от друга при скормлении им тканей, содержащих кариоцисты (Upton, Sundermann, 1990).

У разных видов кокцидий формируется разное число ооцист. Теоретические расчеты показывают, что число образующихся ооцист находится в прямой зависимости от числа генераций меронтов и числа мерозоитов в каждой генерации меронтов, а также от числа мерозоитов, трансформирующихся в макрогаметы. Проследить это более точно можно на некоторых видах кокцидий домашних животных, жизненные циклы которых изучены довольно полно.

Эксперименты по выяснению репродуктивности ооцист у гомоксенных видов рода *Eimeria* дали поразительные результаты. При заражении кроликов одной ооцистой *E. coecicola* выделилось 100 тыс. ооцист, *E. media* — 150 тыс., *E. magna* — 8 тыс., а *E. intestinalis* — 1200 тыс. (Хейсин, 1947). Таким образом, при заражении хозяина даже одной ооцистой, содержащей всего 8 спорозоитов, формируется огромное число расселительных стадий — ооцист, что способствует увеличению дисперсии паразита. Если учесть, что многие виды *Eimeria* могут длительное время (до года) переживать во внешней среде, то становится понятным столь широкое распространение кокцидий этого рода.

Очевидно, что гомоксенные жизненные циклы эволюционно продвинутых кокцидий с ооцистами эймериоидного типа очень эффективно решают проблему существования вида. Кокцидии с ооцистами эймериоидного типа (4 спороцисты в ооцистах, по 2 спорозоита в спороцисте) в большинстве гомоксенны, известен лишь 1 вид *Calyptospora funduli* Duszynski, Solangi et Overstreet, 1979 (Syn.: *Eimeria funduli* Duszynski, Solangi, Overstreet, 1979) с гетероксенным жизненным циклом. Окончательные хозяева — рыбы. Типовой хозяин — *Fundulus grandis*, промежуточные хозяева — травяные креветки *Palaemonetes pugio*, *P. kadiakensis*, *P. paludosus*, *P. vulgaris*, *Macrobrachium ohione* (Palaemonidae). Столь необычный жизненный цикл для кокцидий с эймериоидным типом ооцист послужил основанием для выделения этого вида в новое сем. Calyptosporidae с одним родом *Calyptospora* (Overstreet et al., 1984).

Окончательные хозяева *C. funduli* — рыбы — заражаются кокцидиями при поедании промежуточных хозяев — креветок, в базальных клетках кишечника которых локализируются спорозоиты. Спорозоиты в организме окончательных хозяев расселяются по кровеносному руслу в разные органы, где протекают мерогония, гамогония и формирование ооцист. Ооцисты, сформировавшиеся в организме окончательного хозяина, либо выводятся во внешнюю среду, либо локализируются в тканях. Креветки могут заражаться ооцистами при поедании тканей погибших рыб или через внешнюю среду. В кишечнике креветок протекает эксистирирование спорозоитов, которые внедряются в базальные клетки (Fournie et al., 2000).

У кокцидий с изоспороидным типом ооцист (2 спороцисты, по 4 спорозонта в каждой) гетероксенные жизненные циклы представлены значительно шире. У многочисленных представителей сем. Sarcocystidae с облигатным гетероксенным жизненным циклом мерогония протекает в промежуточном позвоночном хозяине (жертве), последняя генерация меронтов трансформируется в гамонты; гаметогония, сингамия и спорогония — в окончательном хозяине (хищнике). Факультативно-гетероксенный жизненный цикл характерен для представителей рода *Toxoplasma*. Экзогенные стадии развития токсоплазм — ооцисты формируются только в организме окончательного хозяина (кошачьих), спорогония экзогенная. Мерогония протекает в промежуточном и окончательном хозяевах. Меронты локализуются во многих типах клеток, образуя в промежуточных хозяевах цисты, содержащие большое число брадизоитов. Окончательные хозяева могут заражаться через ооцисты, и тогда жизненный цикл токсоплазм протекает по гомоксенному типу, и цистами при поедании промежуточных хозяев. В последнем случае жизненный цикл протекает по гетероксенному типу. Промежуточные хозяева могут заражаться токсоплазмами через ооцисты и при поедании тканей зараженных животных. Токсоплазмоз может передаваться также трансплацентарно.

К группе облигатных эволюционно продвинутых кровепаразитов, где возбудитель от одного хозяина передается другому без участия экзогенных стадий, относятся все представители отряда Haemosporida. Половой процесс гемоспоридий протекает в организме беспозвоночных хозяев (комаров, мух-кровососок, мокрецов, кровососущих мошек), мерогонии — в тканях и клетках крови позвоночных хозяев. Гаметоциты развиваются в эритроцитах и клетках белой крови. Агломерация гемоспоридий в позвоночном хозяине осуществляется путем экзоэритроцитарной и эритроцитарной мерогоний.

Особый интерес представляет жизненный цикл *Plasmodium vivax*. Для трехдневной малярии характерно наличие длительного латентного периода. Латентный период может быть первичным или вторичным, наступающим после первой серии приступов. Впервые правильное объяснение латентных периодов дал Шут (Shute, 1946). Он выдвинул гипотезу о прямом, нециклическом развитии экзоэритроцитарных стадий в печени с перерывом или «спячкой». В дальнейшем эта гипотеза была развита Лысенко (1976), постулировавшим разнокачественность спорозоитов. По его мнению, в печени развивается 1 генерация меронтов *P. vivax*, но одни спорозоиты (тахиспорозоиты) начинают развиваться сразу после проникновения в печень, а другие спорозоиты (брадиспорозоиты) трансформируются в спящие клетки. Позже для спящих клеток был предложен термин «гипнозоиты» (Markus, 1978). Гипотеза о наличии в жизненном цикле *P. vivax* гипнозоитов получила в дальнейшем экспериментальное подтверждение (Krotoski et al., 1980; Krotoski et al., 1982; Беляев и др., 1986).

Очень похожий жизненный цикл у представителей подкласса Piroplasmia. Мерогония и формирование гамонтов протекает в организме позвоночных хозяев, гаметогония, сингамия и спорогония — в теле клещей-переносчиков (Mehlhorn, Schein, 1993). У представителей рода *Babesia* передача инвазии происходит от одной генерации клещей к другой через яйцевые клетки. Даже при питании на неспецифических хозяевах клещи остаются носителями бабезий в течение многих генераций. Вид *B. ovis* в клеще *Rhipicephalus bursa* сохранялся в течение 44 генераций (срок наблюдения) (Марков, Абрамов, 1970).



## ОБСУЖДЕНИЕ

Большое разнообразие жизненных циклов у Coccidea делает чрезвычайно трудным решение вопроса о том, какие из них примитивные, а какие производные от примитивных — эволюционно продвинутые. При внимательном изучении оказывается, что «примитивные» жизненные циклы в условиях конкретной экосистемы решают проблему существования вида самым эффективным способом. Очевидно, что жизненные циклы Coccidea имели стартовую общность, но в дальнейшем претерпели независимую эволюцию, направление которой в значительной мере определялось наиболее вероятными с энергетической точки зрения процессами, протекающими в сообществах разнородных организмов.

Формирование в жизненном цикле относительно небольшого числа полиэнергидных ооцист обнаружено у различных в систематическом отношении гомоксенных групп кокцидий. Так, например, полиэнергидные ооцисты встречаются у представителей отрядов Protococcidiida (Myriosporidae, Angeiocystidae, Grelliidae) и Eimeriidae (*Caryotropha mesnili*, *Grassiella microcosmi*, *Pseudoklossia semiluna*). Первая группа кокцидий из отряда Protococcidiida паразитирует у хозяев, относящихся к разным группам Annelida (археаннелидам, полихетам, олигохетам), обитающим в толще грунта и размножающимся в огромных количествах. Так, например, полихеты, обитающие в прибрежной зоне, образуют большие скопления, плотность поселения которых достигает десятков тысяч на 1 м<sup>2</sup>. В этих условиях вероятность встречи кокцидий с хозяином очень велика и повторность жизненного цикла паразита может быть обеспечена небольшим числом полиэнергидных ооцист. Экосистемы, в которых обитают представители второй группы кокцидий из отряда Eimeriida, более разнообразны. Но способность хозяев образовывать плотные скопления и питание путем фильтрации также увеличивают вероятность встречи с паразитом. Во втором случае так же как и в первом, повторность жизненного цикла может быть обеспечена небольшим числом полиэнергидных ооцист. Таким образом, мы видим, что сходные стратегии расселения могут формироваться независимо у разных групп кокцидий.

При низкой плотности поселения хозяев успешная встреча кокцидий с ними может быть обеспечена дисперсией большого числа ооцист. Этот сценарий реализуется в жизненных циклах гомоксенных Eimeriida, паразитирующих главным образом у Chordata. Высокая репродуктивность ооцист у этих видов кокцидий обеспечивается включением в жизненный цикл большого числа агамных генераций. Так, например, у *Isospora felis* и *Eimeria tenella* описано по 3 генерации меронтов, у *I. neorivolta* и *E. acervulina* — по 4, у *E. magna* — 5, а у *E. stida* — даже 6.

Рассмотренные выше две стратегии пассивного переноса кокцидий в кишечник их хозяев, несомненно, являются первоначальными. Дальнейшая эволюция паразитизма кокцидий происходила с подключением в жизненный цикл промежуточных хозяев. Начальные этапы формирования системы промежуточных хозяев связаны с обязательным поеданием промежуточного хозяина. Этот способ формировался независимо в разных группах кокцидий и сохранился до последнего времени у большого числа представителей отрядов Adeleida и Eimeriida (см. таблицу). У эволюционно продвинутых кровепаразитов из отрядов Haemosporida и Piroplasmida распространение паразитов осуществляется без гибели хозяина. Возникновение активного способа передачи кровепаразитов сопровождается перемещением гамогонии в беспозвоночного хозяина. По мнению Догеля (1947), этот путь циркуляции

кровепаразитов становится для более продвинутых форм единственным. Система промежуточных хозяев возникала различными путями. В одних случаях первичным хозяином мог быть современный окончательный хозяин, а в других — современный промежуточный (Догель, 1962; Крылов, 1992). Первичные хозяева гетероксенных споровиков относятся к разным, далеко отстоящим в таксономическом отношении группам: моллюскам (Mollusca), лучеперым рыбам (Actinopterygii), амфибиям (Amphibia), рептилиям (Reptilia), птицам (Aves) и млекопитающим (Mammalia). Этот факт позволяет предположить асинхронное возникновение гетероксенности у различных групп споровиков. Становление гетероксенности у разных групп Coccidea проходило по-разному и в разное время. У *Cystoisospora*, *Toxoplasma*, *Aggregata*, *Atoxoplasma*, *Schellackia* первичными были нынешние окончательные хозяева; у *Sarcocystis*, *Karyolysus*, *Haemogregarina*, *Hepatoozon*, *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Babesiosoma*, *Theileria*, *Babesia*, напротив, первичные хозяева превратились в промежуточные.

#### Список литературы

- Беляев А. Е., Рыбалко В. М., Лысенко А. Я., Абрашкин-Жучков Р. Г., Алексеева М. И., Арсеньева Л. П., Бабаева О. В., Горбунова Ю. П., Дашкова Н. Г., Кошелев Б. А. Дальнейшие наблюдения над полиморфизмом *Plasmodium vivax* по признаку длительности экзоэритроцитарного развития // Протозоология. Л., 1986. Вып. II. С. 140—157.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., 1947. 371 с.
- Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962. 463 с.
- Крылов М. В. Происхождение гетероксенности у Sporozoa // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 361—368.
- Крылов М. В. Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека // Тр. ЗИН РАН в двух томах. 1994. 554 с.
- Крылов М. В. Определитель паразитических простейших. ЗИН РАН. 1996. 607 с.
- Лысенко А. Я. К вопросу о природе рецидивов при трехдневной и ovale-малярии // Болезни тропиков и субтропиков. М., 1976. С. 82—88.
- Марков А. А., Абрамов И. В. Итоги 20-летнего наблюдения повторных циклов развития *Babesia ovis* в 44 поколениях *Rhipicephalus bursa* // Тр. Всесоюз. Ин-та эксперим. вет. М., 1970. Т. 38. С. 5—14.
- Хейсин Е. М. Новый вид кишечной кокцидии кролика *Eimeria coecicola* // Докл. АН СССР. 1947. Т. 55. С. 181—183.
- Хейсин Е. М. Жизненные циклы кокцидий домашних животных. Л., 1967. 194 с.
- Desser S. S. The Haemogregarinidae and Lankesterellidae / Ed. by J. P. Kreier. Parasitic Protozoa. 2nd ed. N. Y.: Academic Press, 1993. Vol. 4. P. 247—272.
- Fournie J. W., Vogelbein W. K., Overstreet R. M., Hawkins W. E. Life cycle of *Calypsozoon funduli* (Apicomplexa: Calypsozoonidae) // Journ. Parasitol. 2000. Vol. 86, N 3. P. 501—505.
- Klein T. A., Young D. G., Greiner E. C., Telford S. R., Butler J. F. Development and experimental transmission of *Schellackia golvani* and *Schellackia occidentalis* by ingestion of infected blood-feeding arthropods // Inter. Journ. Parasitol. 1988. Vol. 18. P. 259—259.
- Krotoski W. A., Garnham P. C. C., Bray R. S., Colins W. S., Killick-Kendrick R., Draper C. C., Targett G. A., Guy M. W. The hypnozoite. New latent astage in primate malaria // 10 Inter. Congr. Trop. Med. Mal. Manila, 1980. P. 386.
- Krotoski W. A., Colins W. S., Bray R. S., Garnham P. C. C., Cogswell F. B., Gwadz R. W., Killick-Kendrick R., Wolf R., Sinden R., Krantz L. C., Stanfill P. S. Demonstration of hypnozoites in sporozoite transmitted *Plasmodium vivax* infection // Amer. Journ. Trop. Med. Hyg. 1982. Vol. 31. P. 1291—1293.
- Lainson R., Shaw J. J., Ward R. D. *Schellackia landauae* sp. nov. (Eimeriorina: Lankesterellidae) in the Brazilian lizard *Polychrus marmoratus* (Iguanidae): experimental transmission by *Culex pipiens fatigans* // Parasitology. 1976. Vol. 72. P. 225—243.

- Levine N. D., Ivens V. The Coccidian Parasites (Protozoa, Sporozoa) of Ruminants. Illinois biological monographs 44. 1970. 278 p.
- Levine N. D., Ivens V. The Coccidian Parasites (Protozoa, Apicomplexa) of Carnivores. Chicago, London: Univ. Illinois press Urbana, 1981. 248 p.
- Levine N. D., Ivens V. The Coccidian Parasites (Protozoa, Apicomplexa) of Artiodactyla. Chicago: Univ. Illinois press Urbana, 1986. 265 p.
- Markus M. B. Terminology for invasive stage of protozoa of the subphylum Apicomplexa (Sporozoa) // South. Afr. Journ. Sci. 1978. Vol. 74. P. 105–106.
- Mehlhorn H., Schein E. The Piroplasms: «A long story in short» or «Robert Koch has seen it» // Europ. Journ. Protistol. 1993. Vol. 29. P. 279–293.
- Overstreet R. M., Hawkins W. E., Fournie J. W. The coccidian genus *Calyptospora* n. g. and family Calyptosporidae n. fam. (Apicomplexa), with members infecting primarily fishes // Journ. Parasitol. 1984. Vol. 31. P. 332–339.
- Pellerdy L. P. Coccidia and Coccidiosis. 2 ed. Budapest: Acad. Kiado, 1974. 959 p.
- Perkins F. O., Barta J. R., Clopton R. E., Peirce M. A., Upton S. J. Phylum Apicomplexa Levine, 1970. In: An Illustrated guide to the Protozoa. Sec. ed. 2000. P. 190–371.
- Schmittner S. M., McGhee R. B. The intraerythrocytic development of *Babesiosoma stableri* n. sp. in *Rana pipiens* // Journ. Protozool. 1961. Vol. 8. P. 381–386.
- Shute P. G. Latency and long-term relapses in benign tertian malaria // Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 1946. Vol. 40. P. 189–200.
- Upton S. J., Sundermann C. A. Caryospora: Biology / Ed. by P. L. Long. Coccidiosis of Man and Domestic Animals. Florida: CRC Press, Boca Raton, 1990. P. 187–204.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

Поступила 15 VII 2004

## EVOLUTIONARY COMPLICATION OF LIFE CYCLES IN COCCIDEA (SPOROZOA: COCCIDEA)

M. V. Krylov, L. M. Belova

*Key words:* Sporozoa, life cycle, evolution.

### SUMMARY

Similar strategies to preserve a species were evolved independently in different groups of Coccidea. Polyenergid oocysts and tissue cysts are found in representatives of the orders Protococcidiida and Eimeriida. Hypnozoites are found in *Karyolysus lacerate* and *Plasmodium vivax*; transovarial transmission of parasites occurs in life cycles of Coccidea of the genera *Karyolysis* and *Babesia*. Formation of heteroxenity in groups of Coccidea apparently was developed by different ways and in different periods. In some groups (*Cystoisospora*, *Toxoplasma*, *Aggregata*, *Atoxoplasma*, *Schellackia*, *Lankesterella*, and *Calyptospora*), recent definitive hosts were initial hosts; in other groups (*Sarcocystis*, *Karyolysus*, *Haemogregarina*, *Hepatozoon*, *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucytozoon*, *Babesiosoma*, *Theileria*, and *Babesia*), intermediate hosts were initial hosts.